前川文夫*: 欠けることによる進化の例について

Fumio MAEKAWA*: Some examples in the evolution by the reduction in chromosomes

私は以前に欠けることによる進化について述べ (F. Maekawa 1954(1), 1958(2), 1960(3)) これが進化の大すじであろうとした。最近に土井田氏が本誌 (**37**: 83)(4) で拙稿を引用されたところをみると，その意味が私のいう意味にはとられていない。これは私の論議の際における実例の説明不足のためもあると考えられたのでここにそれをあげて二三の論議をしておくことが適切と思う。

欠けることによる進化　進化は既説のように二つの段階がくりかえされる綜合的な結果である。その第1段階は染色体内容即ち遺伝担荷体の増量であり，第2段階が遺伝担荷体の減量である。相互種々に増減がくりかえされて進化が進行する。植物にあっては第1段階は主として染色体の倍化であって，これには染色体に対する種々の外界の影響が充分に考えられるとともに，メービウスの環の理論から，相当の頻度で倍化が染色体二分の際に引きおこされることを最近追加しておいた (本誌 **37**: 20)(5)。

第2段階の減量も亦種々の外因で引き起こされる。宇宙線や放射線は積極的な意味を持つと思われる。そして個々の小さい分子である担荷体の欠失，破壊が量として多くなれば明らかに染色体数の減少という形態で表現されるに到るであろう。しかしこの欠けることによって形質が減少して簡単になるとは限らない。むしろ形質は増加して複雑になるということを主張したのが私の論文であった。この荷い手は減るが，その綜合結果として表現される形質は逆に増加する。つまり減量以前には現われていないが，減量後にはそれまでになかった形質がそこに生じている。その意味で増加といったのであった。

たとえばカンアオイ属 (*Heterotropa*) は $n=12$ である。この群は自然群であることは問題ない。それに近いウスバサイシン属 (*Asiasarum*), アメリカカンアオイ属 (*Hexastylis*), フタバアオイ属 (*Asarum*, この中には欧州サイシンもアメリカサイシンも含まれる広義である) はいずれも $n=13$ である (小野 1960)(6)。いずれも自然群とみられる。これらの群の外部形態的特徴は花部構造であるが，その多様性を通じて，著るしいのはがく片の癒合による筒部形成と，筒部とがくの舷部との境界における口縁の環状突起の形成である。くだいていえば筒の口に輪があるかどうかである。フタバアオイ属は全くがく片間の癒合を見ず，筒は単にふれ合ったがく片の接触でのみ成立している。もちろん輪はない。ウスバサイシン属とアメリカサイシン属とは筒の半分又はほぼ全長にまで癒合をみせるが，輪はできていない。だからがく片の内輪は滑らかにその

---

* 東京大学理学部植物学教室. Department of Botany, Faculty of Science, University of Tokyo.

ままがく筒内に辷り込むのである。これらはすべてnが13である。しかるにカンアオイ属ではこのがく筒の口がくびれたりするが，そうでないものでも内側に明らかな輪がある。この輪をとり巻いてさらに多数の板状突起の集団が二次的の輪を作っているのは真正カンアオイ節のタイリンアオイやタマノカンアオイに著るしい。がく片の内側の曲面は筒内に向って滑らかには辷り込まずこの環でひっかかる不連続さが出来ている。染色体は12であって，前3属に較べて明らかに1本足りない。粒子的な染色体遺伝子説から考えればむしろ遺伝子が失われているところである。それが逆に新らしい輪の形成という新形質が12しかない方に出現している。これが私のいう欠けることによる進化である。これに対しては反論があろう。たとえば失われた第13対目の染色体上に輪を支配する因子があるとの証明がない。或は第13番目の上に輪に対する抑制因子があった。だからそれが失われて却って輪ができて来たのだ等々。後者の論義は実は私のいう欠けることによる総合結果の最も簡単なケースであって，たった2つの担荷体の間の総合結果に当るものである。それもあるだろう。しかし実際にもっと複雑に多くの担荷体が相互作用をしており，それは個々の担荷体と形質とを直接結びつける粒子的な考え方よりも，総合結果を重視する秩序的形質の見方がより必要であり，それがより真実の姿であると考えるのである。

今一つ例を挙げる。土井田氏の論文(4)中から資料を借用しょう。土井田氏は広義にタデ属をとるが私はタデ属は *Persicaria* を中心にして限定した方が，自然であると認めるからそれをとる。しかし，この点は見解の問題であるからここには関係ない。*Fersicaria* の中には（氏の論文の図4の右側でミズヒキを除いた大部分とみてよい）b=10と11と12がある。8のミヤマタニソバは種々の点ではなれていて別の考察が必要であるから今は除く。私はbは12→11→10と変化，即ち減少すると共に進化をしたとみている。おことわりするが，現在の12のそれから直接的に11のすべての現存種が出たというのではない。今の11のものは今の12のものと直接にはつづいていないことは充分にありうる。12から1本減少するとしてもどの1本が減るかを考えればすでに12通りの異なる群の出発がありうる。まして12に何通りかの祖型があるならば問題はもっと複雑である。しかしタデという限られた自然群の単位でみれば全く無関係の12と11と10とがあるのではなくて相互に，それも大局として12→11→10とつづいていると見るのである。ところで12を持つタニソバ，11を持つオオイヌタデ，サナエタデはがく片が4枚である。他のは大体5枚になっている。土井田氏はこれをがく片の退化で5枚→4枚と考えた。それは一つの見解だが，私はタデ属の花に多い5枚のがく片のものには8本のおしべを伴うこと，5枚が決して同形でもなく，またその排列と重なり方とに輪生を意味する5や8ではなくて，互生のそれも3/8で示される互生の節間の極端な短縮による偽似的な5であり，8であるとみるのが妥当と考える。これに対して問題の3種類の4枚は4枚の輪生ではない。2枚＋2枚の内外2輪が規則正しく

排列している。これは対生が花部に生じているものであって，節から腋生する短かい枝としての花に古い形質としての対生が再現したものと解すべきである。5枚のものはこの対生がくずれて生じた互生の 2/5, つづいて 3/8 が営養体は勿論花そのものにも出現している。いいかえれば三者では，営養体にあって子葉以後で獲得した互生葉序(多くは 2/5 から 3/8) が花という腋生枝では再び打消されて古い対生が復活しているのである。これに対して，多くの種では花にはもう対生が出現せず茎から花を通じて 2/5 から 3/8 が存在する程度にまで近代化されているということと解釈したい。氏のいうようにただ1枚のがく片が少なくなった退化だというのは形態進化の点から無理であろう。もっともこの私の見方は今までに Engler をはじめ大部分の分類学者があっさりとみとめていた対生→互生の既成概念とまっこうから対立するものだから，土井田氏が従来の見方に従ったとは思うが，私は上のように理解すべきだと見ている。この見解に従うと，4枚のがく片で $n=12$ 又は 11 を持つものが古形であり，また5枚を持つものの大部分が 10 になっている。即ち染色体の減少したものが却って進化した複雑な形態を持つという例証となり，形態の複雑化が，担荷体の欠けることで将来されたといってよかろうと思う。

私は決して欠けることによる進化の中に簡単化（或は退化）がないとはいわない。即ち担荷体が欠けると共に形質も亦欠けて来るという様相を呈する進化もあることは認めている。早い話が Babcock (1947)(7) が鮮やかに示した *Crepis* の例はそれである。染色体内容が 100 で示される *Crepis kashmirica* では地下茎があり，頭花が大きく，葉も複雑で多数である。しかるに内容が 22 となった *Crepis friginosa* では根茎はなくなり，植物体は小さくて葉も貧弱，頭花の構造も簡単になっている。この乾燥気候に適した種は進化したというべきであるが，形態の簡単化だけからいえば退化といえるが，これは環境と同調した進化である。しかもこれは染色体内容の減少と平行して外部形態の減少がみられるものである。多くの学者はこの進化と染色体内容減少とを受けとるに当って，あっさりと遺伝子の減少とだけ理解したのに対し，私は大きな疑問を持ち割り切れることができなかった。というのは植物の重要な形態はほとんど粒子的な遺伝子では説明されてこないからである。そしてついに秩序的形質という存在様式を想定せざるを得なかったのである。この見解は遺伝担荷体の欠失が綜合効果としての形質の欠失をも導くが，むしろ逆に増加の方を主に導くとしたものである。

上にはただ染色体の数だけに触れた。次に染色体の個々の減少による外部形態の欠失の例と逆に新成の例とをあげよう。ただ個々の染色体の相同については現在のところ完全に相対するものを指摘する段階にはなっていない。もちろん，後にあげる第2例のタイリンアオイなどでは長い方から第1乃至第3の染色体の片腕に二次狭窄があって，これは恐らく互に相同の染色体を示しているであろう。こういう同定は将来新らしい手掛りをつかんでさらに進むとは思うが今のところは限定されている。それで染色体の総量を扱うことで我慢する外はない。第1例は de Wet (1957)(8) の論文から，第2例は小

野 (1960)(6) の論文から資料を借用した。

共に数字は与えられていないので，著者が掲載した染色体のダイアグラムで長さをはかり，集計し，倍数で割って μ で示した。従って厳密にはかなり誤差があるとは思うが，相互の比較は同じ著者の論文であるし，充分に数値の開いたものを使ったから結論にはひびかないはずである。

第1例は南阿のユリ科植物 *Albuca* の4種である (表1) (de Wet, 1957)(5)。ここでは外輪おしべの形態に注目している。染色体数としても1本減少しているし，総量としても，どの染色体も減少していて，総計するとはっきり差がでる。これは明らかに担荷体の欠けることにより，形質も亦欠けた進化の例とみなすことができよう。

Tab. 1. Reduction in both chromosomes and characters. Case of *Albuca*.

Sects. and their characteristics		Sp. name	Total length of chromosomes (μ)
Sect. Falconera	n=10 外輪おしべ大きく且つ登性	*A. Bainesii* Baker	44.3
		A. transvaalensis Mogg	25.4
Sect. Eualbuca	n=9 外輪おしべ小さく且つ不登性	*A. canadensis* Leighton	17.9
		A. flaccida Baker	13.2

第2例は日本の中部以西に特徴的なタイリンアオイ節のカンアオイの一群である。この類は再三私が論及したように形態と分布とから充分に進化の跡づけを許す資料であるが，小野君の研究によって，予期したように染色体も亦これと平行する鮮やかな結果が得られた (表2) (Ono 1960)(6)。この分布の根源は恐らく台湾及び南支那を一丸とする地帯にあって，日本はその東限であり，(A) と (B) を派出してこれらが特殊化した一

Tab. 2. List of *Heterotropa* sect. Euheterotropa.

	Species	Distribution	Total length of chromosomes (μ)	Notes
A)	*H. asaroides* Morren et Decaisne タイリンアオイ	北九州と山口	41.3	がく筒の上部のふくらみ著るし。花柱の背部に広い翼あり。
B)	*H. satsumensis* F. Maekawa サツマアオイ	サツマ半島	39.9	がく筒の上部のふくらみ著るし。花柱の頂のみ小突起。
C)	*H. curvistigma* F. Maekawa カギガタアオイ	駿遠山地	77.3	がく筒の上部ほとんど拡がらず，且つ小形。花柱は突起なし。
D)	*H. tamaensis* F. Maekawa タマノカンアオイ	多摩丘陵 狭山丘陵等	70.3	がく筒の上部ややふくらむ，中位の大きさ。花柱は突起なし。葉脈はくぼむ。

方，分布の主体は比較的古型のままで東進して東海地方に達し，一部は Fossa Magna 成立前に関東西部の陸地に到達したが， Fossa Magna の成立によって西に残されたのは比較的古型のまま(C)となり，東に隔離されたものは(D)としてまた別の分化を生じたものである。(D)とよく似たアマギカンアオイ(*H. Muramatsui* F.M.)は伊豆半島に分布している。外部形態からみて恐らく(D)と通ずる染色体内容と推定されるが，今そのデータがないので省く（これらの分化と分布については前川 1953(9) をみて頂きたい)。

がくとめしべの形態に種間の差は最も特徴的に現われているが，それによると最も簡単なものはカギガタアオイである。がくは小さいし，筒の形も単なる筒に終るし，がく片のうねりの度も極めて低調である。これに対して他の3種はみな大形のがくとなり，筒には上半分にひろがりを持った壺形となり，がく片のうねりも程度が高い。その内でもサツマアオイとタイリンアオイとはタマノカンアオイに較べて又一段とその度が強くなっている。またしべについていえば，カギガタアオイは花柱が単に先端で長靴型になっているに過ぎない。タマノカンアオイはめしべについてはこれに大体似る。しかしサツマアオイではその先端に小突起を持つことが多いし，タイリンアオイに到っては背面の2稜の全長を通じて翼状にのびている。しかも上方程その度が強いから，背面からみると倒三角形の蝶の羽のような展開を見せ，形態としては他種と大分に開きがある。おしべも内外2輪6本ずつの間でどの種類でも多少はちがった形をとるが，タイリンアオイでは内輪は幅ひろく外向裂開の葯をつけているが，外輪は細くなって全く側向裂開となる。(つけたりだが，カンアオイ属はこのタイリンアオイにもとずいて設立された。その主な特徴にこのおしべの葯の向きが異なることが採用され，それで *Heterotropa* (異なった方向) という名を得た。しかしこの特徴はほとんど本種だけの特徴であって，その意味では系統分類学的には進化傾向の末端乃至目指す点を名につけたとみれば傑作であるが，全体の最も普遍的且つ妥当な標徴をえらぶべきだとすればひどく偏頗なタイプをえらんだことになる)。 以上の形質の複雑さの順序にあげれば下のようになる。

カギガタアオイ＜タマノカンアオイ＜サツマアオイ＜タイリンアオイ

ところが転じて染色体の内容をみると大きさの順にあげると下のようになる。

カギガタアオイ＞タマノカンアオイ＞サツマアオイ≒タイリンアオイ

サツマアオイとタイリンアオイとは形態差があるが，染色体としてはほぼ等量である。その他の種との相互間では鮮やかな相当量の差があり，それは明らかに上の形態の複雑さの増加とは逆の方向になった傾きを示している。タイリンアオイの形態の特殊差は単なる量的のものではなくて，他の3種に対する間のそれとは別系列の，たとえば，染色体内容の異なる部分の消失が大きくきいているのであろう。いずれにしても，最も複雑なタイリンアオイに於て染色体内容は目立って少なくなっているのに対して，最も簡単な形態のカギガタアオイでは遙かに多量の染色体内容をいまだに持続しているのである。これは欠けることによって形質が増加する進化のよい例であるとみられよう。

Résumé

A clear example is presented to demonstrate the author's reduction hypothesis in evolution. *Heterotropa* (Aristolochiaceae) sect. Euheterotropa has four species in southern Japan, which are quite clearly separated each other morphologically and geographically. Their principal differences are as follows:

A) *H. asaroides.* Calyx maximum size, tube much inflated with rather small orifice. Distinct corrugation in its limb. Stamens dehiscent in two different directions. Style with large appendages in dorsal ridge. Northern Kiusiu etc.

B) *H. satsumensis.* Calyx large, tube inflated with large orifice. Limb with corrugation. Stamens extrorse. Style with small appendages. Southernmost Kiusiu.

C) *H. curvistigma.* Calyx small sized, tube short, not inflated. Limb with faint corrugation. Stamens extrorse. Style with no appendage. Tokai district.

D) *H. tamaense.* Cayx large, tube inflated with medium orifice. Limb with corrugation. Stamens extrorse. Style with no appendage. Leaves with impression in nerves. South-western Kanto district.

It is natural to consider that A-species is most advanced, while C still remain in primitive stage, and further that the evolutional process was in the following orientation.

A (*H. asaroides*)
↑ B (*H. satsumensis*)
| ↑
primitive type = C (*H. curvistigma*)→D (*H. tamaensis*)

Ono's data on the chromosomes show that these four species have very similar karyotype and that total sum of their length in haploid number are 41.3 μ, 39.9 μ, 77.3 μ, 70.3 μ. respectively.

Thus, the tendency of the reduction in chromosomal contents and that of the increase in the morphologically evolutional complexity are quite parallel in their degree.

Another type of reduction, both parallel in chromosomal contents and in morphological complexity, is also added (*Albuca*, Liliaceae).

引 用 文 献

1) Maekawa, F.: Journ. Jap. Bot. **29**: 65–72, 133–142. (1954). 2) ——————: Journ. Jap. Bot. **33**: 353–358 (1958). 3) ——————: Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo sect. III, **7**. pt. 14 (1960). 4) Doida, Y.: Journ. Jap. Bot. **37**: 81–88 (1962). 5) Maekawa, F.: Journ. Jap. Bot. **37**: 20 (1962). 6) Ono. M.: Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo sect. III, **7** pt. 9 (1960). 7) Babcock, E.B.: *Crepis*. Univ. California Publ. Bot. **21** (1947). 8) de Wet, J.M.J.: Cytologia **22**: 145–159 (1957). 9) Maekawa, F.: Seibutsu no Hen'i-sei, Tokyo, 35–47 (1953).